第 37 卷第 5 期　　生　态　学　报　　Vol.37,No.5
2017 年 3 月　　ACTA ECOLOGICA SINICA　　Mar.,2017

DOI:10.5846/stxb201509201939
李泽,谭晓风,卢锟,张琳,龙洪旭,吕佳斌,林青.干旱胁迫对两种油桐幼苗生长、气体交换及叶绿素荧光参数的影响.生态学报,2017,37(5):1515-1524.
Li Z, Tan X F, Lu K, Zhang L, Long H X, Lü J b, Lin Q.Influence of drought stress on the growth, leaf gas exchange, and chlorophyll fluorescence in two varieties of tung tree seedlings.Acta Ecologica Sinica,2017,37(5):1515-1524.

干旱胁迫对两种油桐幼苗生长、气体交换及叶绿素荧光参数的影响

李　泽,谭晓风*,卢　锟,张　琳,龙洪旭,吕佳斌,林　青
中南林业科技大学,经济林培育与保护省部共建教育部重点实验室,经济林培育与利用湖南省协同创新中心, 长沙　410004

摘要:为了探究干旱胁迫对两种油桐(三年桐和千年桐)幼苗光合生理特性的变化及响应,采用盆栽试验, 研究不同水分处理(正常供水、轻度干旱、中度干旱、重度干旱)对油桐幼苗生长、叶片气体交换及叶绿素荧光参数的影响。结果表明: 与对照相比,轻度干旱胁迫对两种油桐生长、气体交换及叶绿素荧光参数无明显影响($P>0.05$);中度干旱及重度干旱使两种油桐的叶绿素 SPAD 值、生长量、净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)、蒸腾速率(T_r)、气孔限制值(L_s)、最大净光合速率(P_{nmax})、光饱和点(LSP)、表观量子效率(AQY)、暗呼吸速率(R_d)、最大光化学效率(F_v/F_m)、实际光化学量子效率(Φ_{PSII})、电子传递速率(ETR)及光化学猝灭系数(q_P)显著下降($P<0.05$),且在重度干旱胁迫下迅速下降,胞间 CO_2浓度(C_i)、水分利用效率(WUE)、光补偿点(LCP)、初始荧光(F_o)、非光化学猝灭系数(NPQ)显著升高($P<0.05$);中度干旱胁迫下油桐幼苗 P_n的降低是由气孔因素及光合机构活性降低的非气孔因素共同引起的,而重度干旱胁迫下光合作用的下降主要是由光合机构活性降低的非气孔因素引起的。三年桐的光合机构活性及光合效率高于千年桐,对干旱胁迫的适应性较千年桐强。
关键词:三年桐;千年桐;干旱胁迫;光合特性;光饱和点;叶绿素荧光

Influence of drought stress on the growth, leaf gas exchange, and chlorophyll fluorescence in two varieties of tung tree seedlings

LI Ze, TAN Xiaofeng*, LU Kun, ZHANG Lin, LONG Hongxu, LÜ Jiabin, LIN Qing
Key Laboratory of Cultivation and Protection for Non-Wood Forest Trees, Ministry of Education, Cooperative Innovation Center of Cultivation and Utilization for Non-Wood Forest Trees of Hunan Province, Central South University of Forestry and Technology, Changsha 410004, *China*

Abstract: This study investigated the effects of drought stress on seedling growth and leaf photosynthetic physiological characteristics in two species of tung tree (*Vernicia fordii* and *Vernicia montana*). A pot experiment was conducted to study the effects of different water treatments (normal irrigation, light drought, moderate drought, and severe drought) on the growth, leaf gas exchange, and chlorophyll fluorescence of two kinds of tung tree seedlings. The results showed that light drought stress did not have any significant effect ($P>0.05$) on growth, leaf gas exchange, and chlorophyll fluorescence of the seedlings compared to that under normal irrigation. Modest drought stress significantly decreased ($P<0.05$) tung tree seedlings' chlorophyll SPAD value, growth, net photosynthetic rate (P_n), stomatal conductance (G_s), transpiration rate (T_r), stomatal limitation value (L_s), maximum net photosynthetic rate (P_{nmax}), light saturation point (LSP), apparent quantum yield (AQY), dark respiration rate (R_d), maximum photochemical efficiency (F_v/F_m), actual photochemical quantum efficiency (Φ_{PSII}), electron transport rate (ETR), and photochemical quenching coefficient (q_P). Severe drought

基金项目:国家林业公益性行业科研重大专项(201204403); 湖南省研究生科研创新项目(CX2015B286); 中南林业科技大学研究生科技创新基金资助项目(CX2015A01)
收稿日期:2015-09-20;　**网络出版日期:**2016-07-13
*通讯作者 Corresponding author.E-mail: tanxiaofengcn@126.com

stress increased intercellular CO_2 concentration (C_i), water use efficiency (WUE), light compensation point (LCP), initial fluorescence (F_o), and non-photochemical quenching coefficient (NPQ) of the seedlings. Under modest drought stress, the decrease in net photosynthetic rate was primarily caused by stomatal and non-stomatal factors of the tung tree seedlings, while the decrease in net photosynthetic rate under severe drought stress was probably due to non-stomatal factors. Our results suggest that *Vernicia fordii* has a higher photosynthetic activity and efficiency, and a stronger adaptability to drought stress than *Vernicia montana*.

Key Words: *Vernicia fordii*; *Vernicia montana*; drought stress; photosynthetic characteristics; light saturation point; chlorophyll fluorescence

近年来,随着全球气候的改变,干旱频率、持续时间及严重程度不断增加[1-2],加之我国降水季节和地域性降水分布极不均匀,水资源短缺日趋明显。目前,在中国的南方大部分地区在盛夏会出现高温干旱天气,对植物的生长产生严重影响[3]。干旱是限制树木生长、分布和生存的主要环境因素之一[4],干旱或渍水逆境都会影响植物对土壤中矿质元素的吸收和运转,进而影响光合作用[5]。Lawlor 和 Cornic[6]研究表明,干旱胁迫会导致植物气孔关闭,严重干旱会使植物叶肉细胞损伤、光合酶的活性降低,从而使植物的光合速率下降。Ahmed 等[7]研究表明,干旱胁迫使绿豆叶片最大光化学量子效率(F_v/F_m)、电子传递速率(ETR)降低。以上研究表明,干旱胁迫对植物光合作用过程中的气体交换、酶活性及叶绿素荧光参数等产生一定影响,因此,研究不同土壤干旱条件下两种油桐叶片光合生理的变化及对干旱的响应,能够深入了解干旱对油桐伤害的内在规律和本质。

油桐是大戟科(Euphorbiaceae)油桐属植物的统称,与油茶、核桃和乌桕并称我国四大木本油料树种,已有千年的栽培历史[8-9]。近年来,随着人口增加和经济的快速增长,能源危机与生态环境建设得到了人们的高度重视,油桐有可能成为缓解我国能源短缺问题最有发展前途的生物质能源树种之一[10]。目前,关于油桐不同物种对干旱胁迫的生理响应及抗旱性还不清楚,且干旱胁迫对油桐光合气体交换的变化及叶绿素荧光参数的影响还未见报道。本文以三年桐和千年桐两个油桐物种幼苗为试材,通过盆栽试验研究了干旱胁迫对油桐幼苗生长及光合特性的影响,阐明引起光合作用变化的主要因素及关系,以期了解两个油桐物种对水分胁迫的适应性及其抗旱机理,为油桐的栽培管理及抗旱品种的选育提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 供试材料

试验材料三年桐(*Vernicia fordii* Hemsley)及千年桐(*Vernicia montana* Wils.)均采自湖南湘西永顺县青坪镇国家油桐种质资源保存库,位于110°29′E,28°32′N,海拔530—600 m左右,属中亚热带季风气候,年平均降水量1400 mm,年日照1306 h,年均气温16.0 ℃,无霜期276 d,成土母岩为石灰岩,土层厚薄不均,土壤肥力良好,适宜油桐生长。2013年11月采集4年生三年桐和千年桐成熟种子,室内阴干于次年1月上旬沙藏备用。

1.2 试验方法

1.2.1 试验设计

试验于2014年在中南林业科技大学生命科学楼楼顶(28.10° N, 113.23° E)进行,用单层4 mm玻璃覆盖的透光防雨棚遮雨。干旱胁迫设4个水分处理,正常供水(对照,CK)、轻度干旱(LS)、中度干旱(MS)、重度干旱(SS),其土壤含水量分别为土壤田间最大持水量的85%—90%、75%—70%、55%—50%、35%—30%[11]。土壤含水量用称重法控制,取油桐林地表层土壤,自然条件下风干后过筛装盆,每盆装风干土和石英砂总共8 kg,选取1盆在85℃的干燥箱中烘24 h,和盆一起称重记为土壤盆干重,其余的在下午浇透水过夜使多余的水流干,第2天上午称重为浇透水盆重,根据公式:土壤田间最大持水量=(当天盆重-土壤盆干

重)/(浇透水盆重-土壤盆干重)[12],根据设定的田间最大持水量可以推算出当天盆重。2014 年 5 月上旬选取长势一致的实生苗,移栽到内径 30 cm、深为 40 cm 的塑料盆中,正常水分管理 1 个月后称重控水进行胁迫试验,试验期间每天于 18:00 称重,补充蒸发的水分,使各处理保持设定的土壤含水量。为了减少蒸发,在盆口套塑料袋防止水分蒸发。每个处理 9 盆,2 个物种总共 72 盆。水分胁迫 1 个月后测定油桐幼苗的光合作用日变化、叶绿素 SPAD 值及叶绿素荧光参数等各项指标。

1.2.2　生长指标及叶绿素 SPAD 值的测定

苗高和地径分别用卷尺和游标卡尺测定。相对叶绿素含量 (SPAD 值)测定采用 SPAD-502 叶绿素测定仪(日本 Konica 公司),在上午光合作用测定的同时在每个叶片主脉两侧中部测 3 个点取平均值,以上每个处理每次测定 3 株,3 次重复,总共 9 株。

1.2.3　光合日变化的测定

用 LI-6400xt 便携式光合仪 (LI-COR,USA)对油桐幼苗光合作用日变化进行测定。测定时选取叶位及长势基本一致且无病虫害的叶片,并保持叶片自然生长角度。为了保证测定时间的一致性,每个处理测定 6 株,每株测定 1 枚叶片,重复 3 次 (连续测定 3 d)。从 7:00 到 19:00,每 2 h 测定 1 次。测定的光合指标包括:净光合速率 (P_n)、气孔导度 (G_s)、蒸腾速率 (T_r)、胞间 CO_2浓度 (C_i)等参数。水分利用效率 (WUE) = 净光合速率 (P_n) /蒸腾速率 (T_r),气孔限制值 $L_s=(C_a-C_i)\times100\%/C_a$[13]。

1.2.4　光合-光响应曲线的测定

光响应曲线测定在 2014 年 7 月上旬 8:00—11:30,选取长势一致的成熟叶片,用 LI-6400xt 便携式光合仪红蓝光源 (LI-COR,USA)测定光合-光响应曲线;光合有效辐射梯度设定为 2400,2100,1800,1500,1200,900,600,300,200,150,100,75,50,25 $\mu mol\ m^{-2}\ s^{-1}$和 0 $\mu mol\ m^{-2}\ s^{-1}$,CO_2浓度由小钢瓶提供,浓度设定为 400 $\mu mol\ m^{-2}\ s^{-1}$。光饱和点 (LSP)、光补偿点 (LCP)等光合指标根据叶子飘的直角双曲线修正模型进行拟合计算[14]。

1.2.5　叶绿素荧光测定

叶绿素荧光参数的测定用 LI-6400xt 光合仪测定,参考 LI-6400xt 操作手册,经过充分暗适应的叶片在凌晨破晓前照射检测光测定 F_o,然后施加饱和脉冲为 7200 $\mu mol\ m^{-2}\ s^{-1}$的光强下 0.8 s,测得暗适应下最大荧光 F_m,荧光参数的计算参照 Roháčˇek 的方法[15],光系统 II 中的最大光化学效率(F_v/F_m)的计算公式:$F_v/F_m=(F_m-F_o)/F_m$。天亮后用叶室内活化光活化 30 min 以上,直接测定电子传递速率 ETR、实际光化学量子效率 Φ_{PSII}、光化学猝灭系数 q_P及非光化学猝灭系数 NPQ 等参数。

1.3　数据统计与分析

用 Excel 2007 软件对数据进行处理及作图,采用 SPSS 17.0 软件进行单因素方差分析及其差异显著性分析。

2　结果与分析

2.1　干旱胁迫对两种油桐幼苗 SPAD 值的影响

由图 1 可知,在 4 组水分处理下,千年桐的 SPAD 值较三年桐的高,干旱胁迫使两个油桐物种的 SPAD 值均降低,且在中度干旱及重度干旱胁迫下迅速下降。在轻度干旱下,两个油桐物种的 SPAD 值稍有降低,但差异不显著($P>0.05$);在中度干旱胁迫下,三年桐和千年桐的叶绿素含量 SPAD 值分别比 CK 降低了 30.55%、20.64% ($P<0.05$),差异显著;在重度干旱胁迫下,三年桐和千年桐的 SPAD 值分别比 CK 降低了 36.9%、30.75% ($P<0.05$),差异极显著。说明干旱胁迫抑制了油桐叶片叶绿素的合成,还可以加剧叶绿素的降解。

2.2　干旱胁迫对两种油桐幼苗生长的影响

表 1 显示,4 种水分处理下千年桐的株高、地径、叶片总数、地上干重和根系干重均高于三年桐,说明千年桐幼苗较三年桐幼苗生长快。随着干旱胁迫的加重,两个油桐物种的株高、地径、叶片总数、地上干重和根系干重均逐渐降低。轻度干旱胁迫对油桐幼苗的苗高、地径、叶片总数、地上干重、根系干重等影响不显著($P>$

0.05);中度干旱使三年桐苗高、地径、叶片总数、地上干重、根系干重分别比 CK 降低了 18.29%、14.98%、18.02%、17.05%、22.67% (P<0.05),差异显著,千年桐分别比 CK 降低了 10.75%、20.19%、13.99%、17.24%、24.72% (P<0.05),差异显著;重度干旱使三年桐苗高、地径、叶片总数、地上干重、根系干重分别比 CK 降低了 35.65%、38.06%、38.74%、51.94%、38.67% (P<0.05),差异显著,千年桐分别比 CK 增加 31.57%、43.40%、43.34%、42.76%、43.82% (P<0.05),差异显著;说明重度干旱严重影响油桐幼苗的正常生长。

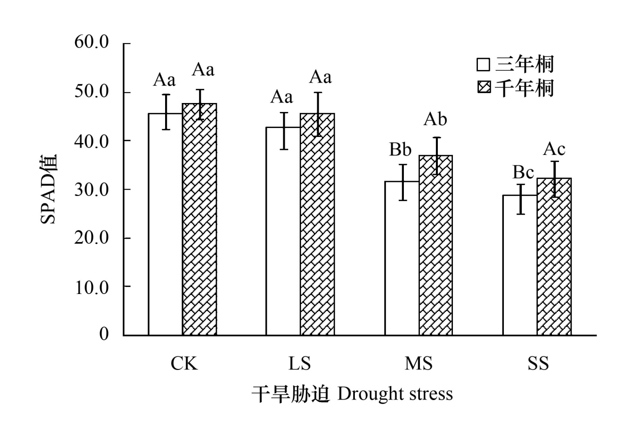


图 1 干旱胁迫对两种油桐叶片叶绿素 SPAD 值的影响

Fig.1 Effects of drought stress on chlorophyll SPAD value of two kinds of tung tree

CK: 正常供水(对照) normal irrigation (control); LS: 轻度干旱 light drought; MS: 中度干旱 moderate drought; SS: 重度干旱 severe drought; 不同大写字母表示同一处理不同物种间差异显著, 不同小写字母表示同一物种不同处理间差异显著 (P<0.05); 图中数据为平均值±标准差(n=9)

2.3 干旱胁迫对油桐叶片气体交换参数日变化的影响

由图 2 可知,在 CK 和轻度干旱胁迫下,两个油桐物种的净光合速率 (P_n)、蒸腾速率 (T_r) 及气孔导度 (G_s) 的日变化均呈单峰曲线,三年桐和千年桐的 P_n、T_r 及 G_s 的峰值分别出现在上午 11:00、13:00、9:00 和 9:00、13:00、11:00; 在中度干旱胁迫下,两个油桐物种的 P_n 及 G_s 均呈双峰曲线,出现光合午休现象;在重度干旱胁迫下,两个油桐物种的 P_n、T_r 及 G_s 的变化幅度较小,其值的大小在上午较下午高,且 P_n 在中午 13:00 以后一直处于较低水平。在轻度干旱胁迫下,两个油桐物种 P_n、T_r 及 G_s 日变化的平均值与 CK 间无显著差异(P>0.05);在中度干旱胁迫和重度干旱胁迫下,两个油桐物种 P_n、T_r 及 G_s 日变化的平均值与 CK 均有显著差异(P<0.05),且干旱胁迫对 T_r 的影响要高于 P_n 和 G_s,主要是植物通过降低 T_r 从而增加了水分利用效率。

表 1 干旱胁迫对两种油桐幼苗生长的影响

Table 1 Effects of drought stress on the growth of two kinds of tung tree seedlings (mean±SE)

物种 Species	处理 Treatment	株高/cm Plant height	地径/mm Ground diameter	叶片总数/个 The total number of leaves	地上干重/g Dry weight of shoots	根系干重/g Dry weight of roots
三年桐	CK	43.2±2.34a	12.35±0.97a	22.2±1.5a	12.9±1.2a	7.5±0.7a
Vernicia fordii	LS	42. 4±3.06a	12.09±0.86a	22.0±1.8a	13.2±1.0a	7.2±1.0a
	MS	35.3±3.06b	10.50±1.02b	18.2±1.4b	10.7±1.3b	5.8±0.7b
	SS	27.8±2.33c	7.65±0.98c	13.6±1.3c	6.2±1.1c	4.6±0.8c
千年桐	CK	58.6±3.03a	13.87±0.83a	29.3±1.9a	14.5±0.9a	8.9±0.8a
Vernicia montana	LS	57.6±3.41a	12.69±0.89a	29.0±1.5a	14.2±1.1a	8.6±0.7a
	MS	52.3±3.76b	11.07±0.72b	25.2±1.6b	12.0±1.2b	6.7±0.8b
	SS	40.1±2.85c	7.85±1.28c	16.6±1.7c	8.3±0.8c	5.0±0.6c

CK:正常供水(对照) normal irrigation (control);LS:轻度干旱 light drought;MS:中度干旱 moderate drought;SS:重度干旱 severe drought; 同列数据后不同小写字母表示同一品种不同处理之间差异显著 (P<0.05)

4 种水分处理下,两个油桐物种胞间 CO_2 浓度(C_i) 的日变化整体呈先降低后升高的趋势,不同处理下 C_i 最低值的出现时间段不一致。由图 2 可知,整体来说,在重度干旱胁迫下 C_i 最高,而在 CK 和轻度干旱胁迫下 C_i 较低,且轻度干旱胁迫下 C_i 较 CK 低,主要原因是在重度干旱胁迫下,虽然 G_s 较小,大气中 CO_2 很难进入叶肉细胞,但主要是由于叶片内光合酶活性破坏及代谢降低,从而使叶肉细胞中的 CO_2 没有同化而保持较高浓度。而在轻度干旱及 CK 下,叶片内的酶活性及代谢未曾受到影响,G_s 稍低于 CK, CO_2 正常同化固定,以至于 C_i 较低。水分利用效率(WUE)变化不规则,整体上午高,下午逐渐降低;在 4 种水分处理下,中度干旱及重度干旱胁迫下,两个油桐物种的 WUE 高于轻度干旱胁迫及 CK,两个油桐物种的气孔限制值(L_s)在轻度干旱及

CK 下的值高于中度干旱及重度干旱(P<0.05)，达到显著差异。

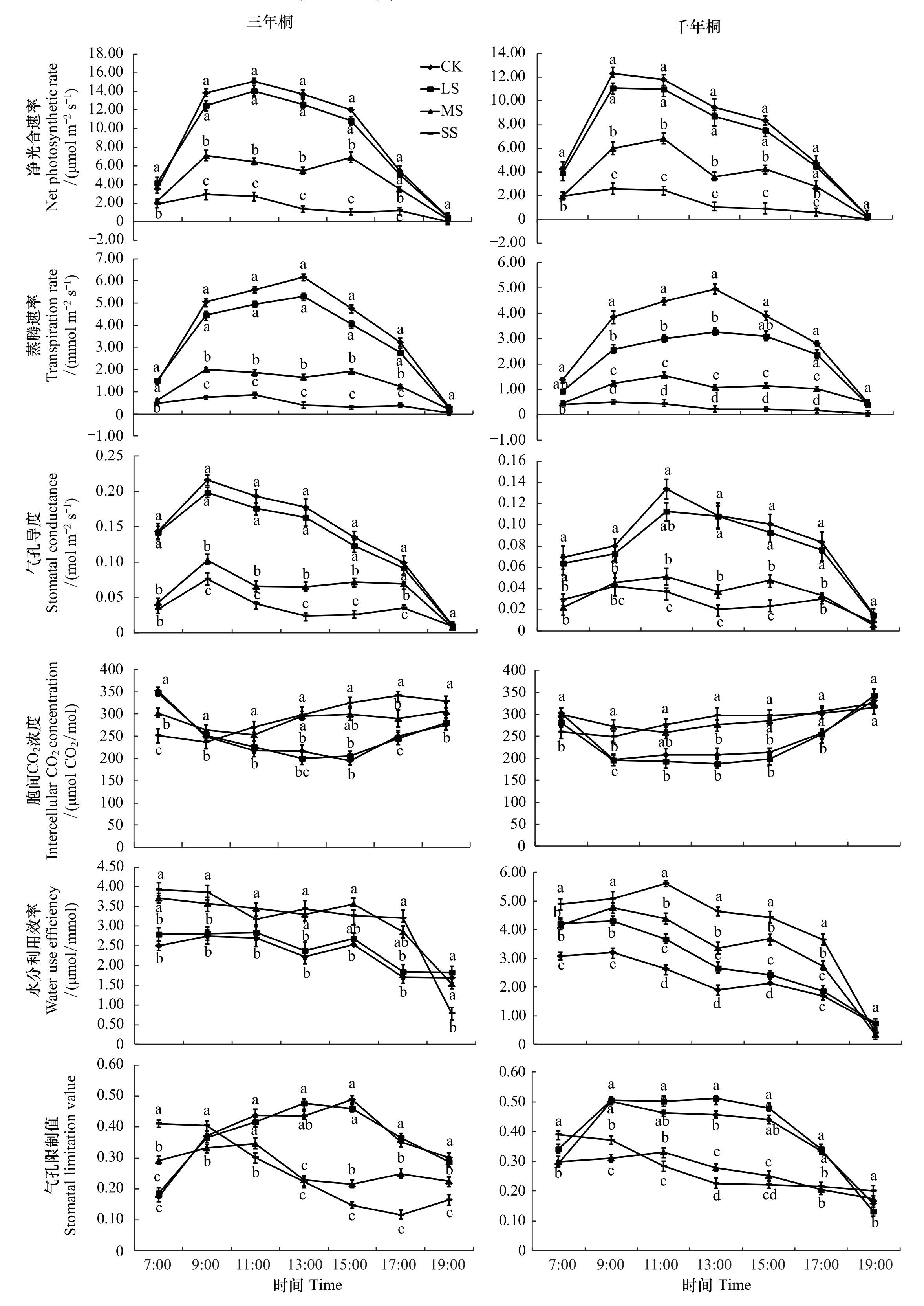


图 2　干旱胁迫对油桐叶片气体交换参数日变化的影响

Fig.2　Effects of drought stress on the diurnal change of leaf gas exchange of tung tree

2.4 干旱胁迫对两种油桐幼苗光合-光响应曲线的影响

由图 3 可知,当光合有效辐射 PAR ≤ 200 μmol m^{-2} s^{-1}时,随着 PAR 的增加两个油桐物种叶片的 P_n随光强呈线性增加。随着 PAR 的继续增加 (200 μmol m^{-2} s^{-1}<PAR ≤ 600 μmol m^{-2} s^{-1}),两个油桐物种的 P_n在 CK 及轻度干旱处理下的增加幅度大于中度干旱及重度干旱。当 *PAR* > 600 μmol m^{-2} s^{-1}时,两个油桐物种的 P_n增加程度逐渐降低,之后保持平缓趋势。从表 2 可知,在不同处理下,三年桐的最大净光合速率(P_{nmax})、光饱和点(LSP)及暗呼吸速率(R_d)均高于千年桐,而光补偿点(LCP)均低于千年桐。随着干旱胁迫的加重,两个油桐物种的表观量子效率(AQY)、P_{nmax}、LSP 及 R_d逐渐降低,而 LCP 逐渐升高。轻度干旱胁迫对两个油桐物种的 AQY,P_{nmax},LSP,R_d及 LCP 影响不显著($P>0.05$);在中度干旱胁迫下,三年桐的 P_{nmax},LSP,AQY 及 R_d分别比 CK 降低了 46.64%、25.96%、33.75%、16.56% ($P<0.05$),差异显著,千年桐的 P_{nmax},LSP,AQY 及 R_d分别比 CK 降低了 45.45%、31.19%、22.67%、19.70% ($P<0.05$),差异显著;在重度干旱胁迫下,三年桐的 P_{nmax},LSP,AQY 及 R_d分别比 CK 降低了 71.53%、38.36%、57.50%、34.44% ($P<0.05$),差异显著,千年桐的 P_{nmax},LSP,AQY 及 R_d分别比 CK 降低了 71.60%、43.03%、37.33%、33.33% ($P<0.05$),差异显著。

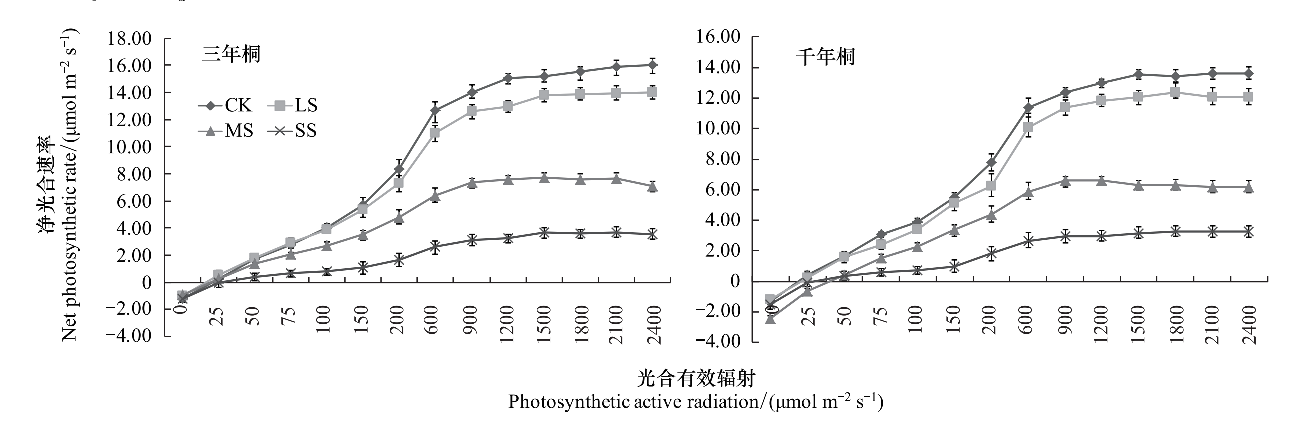


图 3 不同干旱胁迫下净光合速率对光合有效辐射的响应

Fig.3 Responses of net photosynthetic rate (P_n) to photosynthetic active radiation (PAR) under different drought stress

表 2 不同干旱胁迫下净光合速率对光合有效辐射响应的特征参数

Table 2 Characteristic parameters of responses of net photosynthetic rate photosynthetic active radiation under different drought stress (mean±SE)

物种 Species	处理 T reatment	最大净光合速率 Maximum net photosynthetic rate/ (μmol m^{-2} s^{-1})	光饱和点 Light saturation point / (μmol m^{-2} s^{-1})	光补偿点 Light compensation point / (μmol m^{-2} s^{-1})	表观量子效率 Apparent quantumyield	暗呼吸速率 Dark respiration / (μmol m^{-2} s^{-1})
三年桐	CK	15.91±0.89a	1828.3±48.5a	16.2±1.8c	0.080±0.006a	1.51±0.13a
Vernicia fordii	LS	14.97±1.03a	1789.4±49.3a	17.6±1.6c	0.072±0.005a	1.46±0.12a
	MS	8.49±0.65b	1353.7±37.3b	25.4±2.3b	0.053±0.004b	1.26±0.09b
	SS	4.53±0.57c	1127.0±39.1c	33.3±2.0a	0.034±0.004c	0.99±0.08c
千年桐	CK	13.73±0.93a	1724.0±53.0a	19.0±1.8c	0.075±0.006a	1.32±0.14a
Verniciamontana	LS	12.16±0.80a	1636.5±51.5a	20.4±2.4c	0.066±0.004a	1.25±0.13a
	MS	7.49±0.71b	1186.2±73.6b	36.3±3.1b	0.058±0.006b	1.06±0.10b
	SS	3.90±0.37c	982.1±66.8c	45.4±3.5a	0.047±0.003c	0.88±0.07c

CK:正常供水(对照) normal irrigation (control);LS:轻度干旱 light drought;MS:中度干旱 moderate drought;SS:重度干旱 severe drought; 同列数据后不同小写字母表示同一品种不同处理之间差异显著 ($P<0.05$)

2.5 干旱胁迫对两种油桐幼苗叶绿素荧光参数的影响

轻度干旱对两个油桐物种的 F_o,F_v/F_m,Φ_{PSII},ETR,q_P及 NPQ 无明显影响($P>0.05$);在中度干旱胁迫下,三年桐和千年桐的 F_v/F_m,Φ_{PSII},ETR,q_P的值分别比 CK 降低了 3.70%、13.04%、21.30%、19.15% 和 6.17%、

27.27%、19.79%、31.11%（P<0.05），差异显著。三年桐和千年桐的 F_o 和 NPQ 的值分别比 CK 升高了20.75%、18.24%和 10.14%、26.92%（P<0.05），差异显著；在重度干旱胁迫下，三年桐和千年桐的 F_v/F_m，Φ_{PSII}，ETR，q_P 的值分别比 CK 降低了 7.41%、30.43%、62.04%、59.57% 和 8.64%、45.45%、63.54%、68.89%（P<0.05），差异显著，三年桐和千年桐的 F_o 和 NPQ 的值分别比 CK 升高了 35.24%、23.08%和 18.30%、48.08%（P<0.05），差异显著。通过以上数据分析表明，中度干旱和重度干旱胁迫均影响了油桐内部生理功能的正常代谢，且重度干旱胁迫远高于中度干旱胁迫的影响。

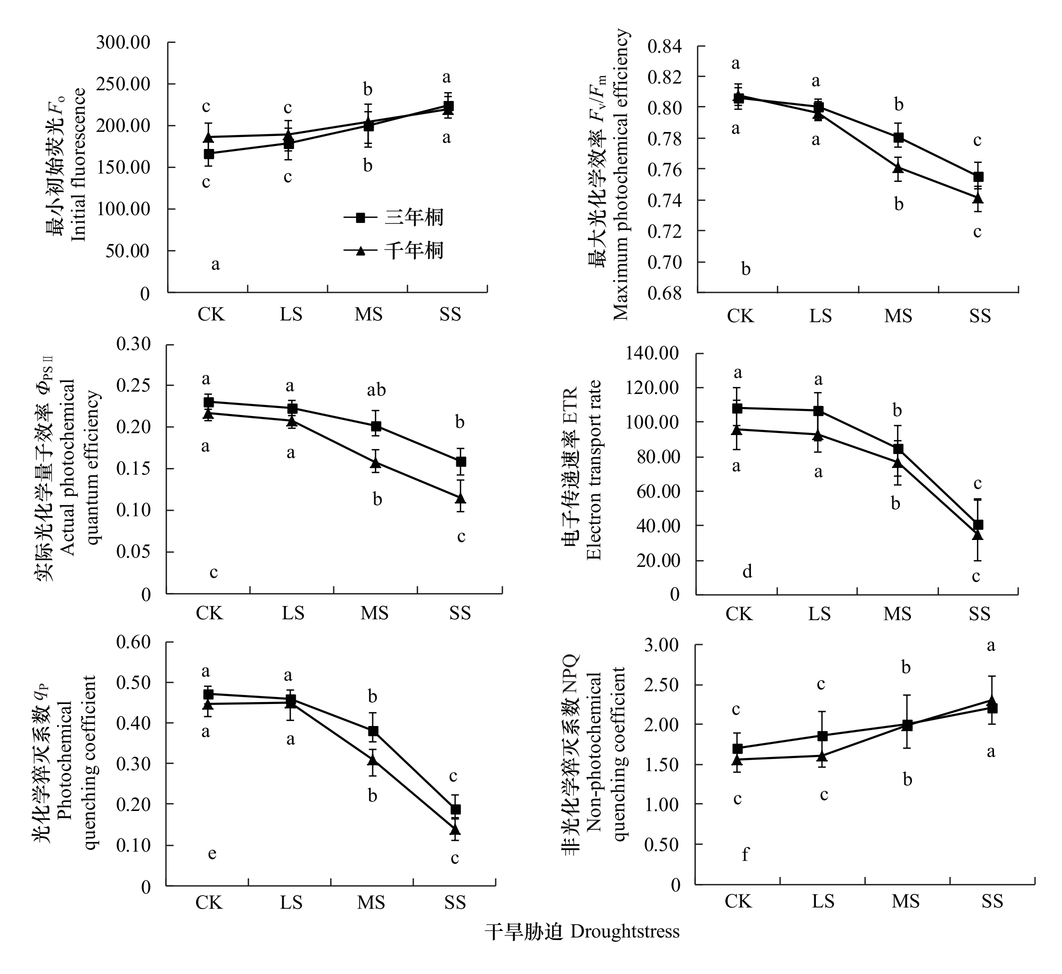


图 4　干旱胁迫对两种油桐叶片 F_o，F_v/F_m，ETR，Φ_{PSII}，q_P 和 NPQ 的影响

Fig.4　Effects of drought stress on the F_o，F_v/F_m，ETR，Φ_{PSII}，q_P and *NPQ* of two kinds of tung tree

3　讨论

3.1　干旱胁迫对光响应参数的影响

光是植物赖以生存和生长的重要环境因子之一。光合作用光响应曲线反映了植物光合速率随光照强度增减的变化规律，是判断植物光合效率受其环境变化的影响程度，因此光响应曲线的测定是研究植物在逆境条件下的重要手段之一[16-17]。由表 2 可知，两个油桐物种的 P_{nmax} 在中度干旱及重度干旱条件下显著低于 CK，但在正常供水 CK 及轻度干旱胁迫下无明显差异，说明中度干旱和重度干旱影响了油桐 Rusbico 活性及电子传递速率，这与陆燕元等[18]在甘薯光合曲线响应中的研究结果一致。两个油桐物种的 AQY 随着干旱胁迫的加重逐渐降低，在轻度干旱胁迫下降低不显著（P<0.05），在中度干旱和重度干旱胁迫下显著降低（P<0.05），这与王荣荣等[19]在杠柳光响应曲线中的研究结果相一致，说明在中度干旱及重度干旱胁迫下油桐叶片在弱光利用方面受到较大抑制，把太阳光转化为净能量的能力降低。

研究表明,植物在干旱胁迫下 LCP 增高,LSP 降低,叶片利用弱光和强光的能力均降低[20]。本研究也表明,随着干旱胁迫的加重,两个油桐物种的 LCP 均增加,LSP 均降低,在重度干旱胁迫下利用强光和弱光的能力均最弱。油桐叶片 R_d 在重度干旱胁迫下较低,主要是通过降低呼吸作用对光合产物的过多消耗,以适应干旱的土壤条件。夏江宝等研究表明[21],山杏的 R_d 在 0.67—1.92 μmol m^{-2} s^{-1} 之间,王荣荣等测定了杠柳的 R_d 在 1.37—2.08 μmol m^{-2} s^{-1} 之间。在不同干旱胁迫下,三年桐的 R_d 在 0.99—1.51 μmol m^{-2} s^{-1} 之间,而千年桐的 R_d 在 0.88—1.32 μmol m^{-2} s^{-1} 之间,由此可知,在不同水分条件下,不同树种对弱光环境的光合生理适应性存在较大差异,这可能是不同植物在不同生境下长期适应环境的一种自我保护机制。

3.2 干旱胁迫对叶片气体交换参数的影响

研究表明,P_n 与 G_s 呈显著正相关关系,P_n 随着 G_s 的减小而降低[22],气孔主要受土壤环境水分及根信号控制,根系信号主要通过根系水势的高低调节木质部汁液中 ABA 的含量[23-24],由此可知,土壤水分含量对植物光合作用的影响非常明显。气孔是外界 CO_2 进入叶肉细胞中的主要通道,它的大小直接决定了植物光合速率的高低。光合作用的限制因子可分为气孔限制和非气孔限制,在叶片气体交换动态变化过程中,当 C_i 与 G_s 同时下降时,P_n 下降主要是由气孔限制引起的,如果 P_n 的降低伴随着胞间 CO_2 浓度升高,光合作用的主要限制因素则是光合机构活性降低的非气孔因素引起的[25]。在轻度干旱和 CK 处理下,两个油桐物种的 P_n 与 G_s 均呈单峰曲线且变化趋势基本一致,没有出现光合午休现象,说明轻度干旱胁迫对油桐幼苗的生长无明显的影响。在中度干旱胁迫下,两个油桐物种的 P_n 呈双峰曲线,出现光合午休现象,中午 G_s 降低的同时,三年桐的 C_i 先升高后稍有降低的趋势, 但千年桐的 C_i 一直处于较高状态,说明在中度干旱胁迫下,三年桐 P_n 的降低是由气孔因素和非气孔因素共同影响的,而千年桐 P_n 的降低主要是由于叶片光合酶活性的非气孔因素引起的。在重度干旱胁迫下,两个油桐物种的 P_n 及 T_r 一直处于较低水平,在中午前后 C_i 一直处于较高水平,说明在重度干旱胁迫下,P_n 降低主要是由于光合机构活性破坏的非气孔因素引起的。WUE 客观地反映了植物对水分的利用状况,它的高低直接反应了植物对环境的适应能力[26]。本研究发现,随着干旱胁迫的加重,两个油桐物种的 WUE 逐渐升高,在重度干旱胁迫下 WUE 提高的主要原因是由于油桐通过降低叶片的 T_r,从而使 WUE 提高,这也是植物在逆境环境下长期进化的一种自我保护机制。本研究发现,在重度干旱胁迫下,7:00 L_s 高于 CK,但之后 L_s 低于 CK,且在中午显著低于 CK,主要是由于 L_s 与 C_i 的浓度有很大关系,一般认为,在重度干旱胁迫下 G_s 较小,由于通过气孔进入叶肉细胞中的 CO_2 较少以至于 L_s 较高,但实际上在重度干旱胁迫下,虽然 G_s 较低,进入叶肉细胞中的 CO_2 较少,但是由于光合机构活性破坏降低使叶肉细胞中的 C_i 未能及时同化固定,从而使叶肉细胞中的 CO_2 浓度积累增加,因此,L_s 逐渐降低。

3.3 干旱胁迫对叶绿素荧光参数的影响

在干旱胁迫下,F_o 值的升高主要是 PSⅡ部分反应中心失活而引起的,F_v/F_m 的降低主要是用来反映 PSⅡ复合物的光抑制伤害[27]。Björkman 和 Demming[28] 表明植物在没有光呼吸下,F_v/F_m 一般在 0.80—0.83 之间,其值会随着光呼吸及外界环境胁迫的增加而降低[29],本研究表明,在轻度干旱胁迫下,两个油桐物种的 F_v/F_m 无显著影响。在中度干旱胁迫下,三年桐和千年桐的 F_v/F_m 分别降低到 0.78 和 0.76,在重度干旱胁迫下分别降低到 0.75 和 0.74 ($P<0.05$),差异显著,说明在中度干旱及重度干旱胁迫下两个油桐物种均受到光抑制从而使光合机构活性降低[30]。研究表明光合机构活性的降低主要是 PSⅡ受到伤害,PSⅡ主动通过降低电子传递和减小光化学效率来响应 CO_2 同化能力的降低,植物主要通过热耗散的形式把过剩的光能释放以避免强光对光系统的破坏和损伤[31]。由图 4 可知,在重度干旱胁迫下,两个油桐物种的 ETR 显著降低,F_o 及 NPQ 显著升高,F_o 显著升高,这也说明了在重度干旱胁迫下反应中心进入关闭装态,使电子传递受阻,热耗散增加,从而降低了油桐的光合效率,这与李娟等[32] 在黄条金刚竹中的研究具有一致性。

4 结论

在木本植物中,油桐属植物具有较高的光合速率,这与它生长快密切相关。三年桐的光合效率高于千年

桐,且对干旱胁迫的适应性较千年桐强,但叶绿素 SPAD 值及生长量低于千年桐。轻度干旱胁迫对两个油桐物种的正常生长及生理指标无明显影响;中度干旱及重度干旱使两个油桐物种的叶绿素 SPAD 值、生长量、净光合速率 P_n、G_s、T_r、L_s、P_{nmax}、LSP、AQY、R_d、F_v/F_m、Φ_{PSII}、ETR 及 q_P 降低,C_i、WUE、LCP、F_o 及 NPQ 显著升高;中度干旱胁迫下两个油桐物种 P_n 的降低是由气孔因素及光合机构活性降低的非气孔因素共同引起的,而重度干旱胁迫下光合作用的下降主要是由光合机构活性降低的非气孔因素引起的。总之,油桐具有一定的抗旱性,当土壤含水量高于土壤田间最大持水量的 70%时不会对油桐正常生长产生影响,当土壤含水量低于土壤田间最大持水量的 35%时对油桐正常生理代谢产生严重影响。

参考文献(References):

[1] Anderegg W R L, Kane J M, Anderegg L D L. Consequences of widespread tree mortality triggered by drought and temperature stress. Nature Climate Change, 2012, 3(1): 30-36.

[2] IPCC. Summary for policymakers // Stocker T F, Qin D, Plattner G K, eds. Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA: Cambridge University Press, 2013.

[3] 姬兰柱, 肖冬梅, 王淼. 模拟水分胁迫对水曲柳光合速率及水分利用效率的影响. 应用生态学报, 2005, 16(3): 408-412.

[4] Engelbrecht B M, Comita L S, Condit R, Kursar T A, Tyree M T, Turner B L, Hubbell S P. Drought sensitivity shapes species distribution patterns in tropical forests. Nature, 2007, 447(7140): 80-82.

[5] Bondada B R, Oosterhuis D M. Canopy photosynthesis, specific leaf weight, and yield components of cotton under varying nitrogen supply. Journal of Plant Nutrition, 2001, 24(3): 469-477.

[6] Lawlor D W, Cornic G. Photosynthetic carbon assimilation and associated metabolism in relation to water deficits in higher plants. Plant, Cell & Environment, 2002, 25(2): 275-294.

[7] Ahmed S, Nawata E, Hosokawa M, Domae Y, Sakuratani T. Alterations in photosynthesis and some antioxidant enzymatic activities of mungbean subjected to waterlogging. Plant Science, 2002, 163(1): 117-123.

[8] 何方, 胡芳名. 经济林栽培学(第二版). 北京: 中国林业出版社, 2004.

[9] 胡芳名, 谭晓风, 刘惠民. 中国主要经济树种栽培与利用. 北京: 中国林业出版社, 2006.

[10] 谭晓风, 蒋桂雄, 谭方友, 周伟国, 吕平会, 罗克明, 孙汉洲, 王承南, 马林, 何佳林, 梁文汇, 黄艳. 我国油桐产业化发展战略调查研究报告. 经济林研究, 2011, 29(3): 1-7.

[11] 王智威, 牟思维, 闫丽丽, 韩清芳, 杨宝平. 水分胁迫对春播玉米苗期生长及其生理生化特性的影响. 西北植物学报, 2013, 33(2): 343-351.

[12] Centritto M, Brilli F, Fodale R, Loreto F. Different sensitivity of isoprene emission, respiration and photosynthesis to high growth temperature coupled with drought stress in black poplar (*Populus nigra*) saplings. Tree Physiology, 2011, 31(3): 275-286.

[13] Bierhuizen J F, Slatyer R O. Effect of atmospheric concentration of water vapour and CO_2 in determining transpiration-photosynthesis relationships of cotton leaves. Agricultural Meteorology, 1965, 2(4): 259-270.

[14] 叶子飘, 于强. 光合作用光响应模型的比较. 植物生态学报, 2008, 32(6): 1356-1361.

[15] Roháček K. Chlorophyll fluorescence parameters: the definitions, photosynthetic meaning, and mutual relationships. Photosynthetica, 2002, 40(1): 13-29.

[16] 许大全. 光合作用效率. 上海: 上海科学技术出版社, 2002: 356-358.

[17] 付士磊, 周永斌, 何兴元, 陈玮. 干旱胁迫对杨树光合生理指标的影响. 应用生态学报, 2006, 17(11): 2016-2019.

[18] 陆燕元, 马焕成, 李昊民, 邓西平. 土壤干旱对转基因甘薯光合曲线的响应. 生态学报, 2015, 35(7): 2155-2160.

[19] 王荣荣, 夏江宝, 杨吉华, 赵艳云, 刘京涛, 孙景宽. 贝壳砂生境干旱胁迫下杠柳叶片光合光响应模型比较. 植物生态学报, 2013, 37(2): 111-121.

[20] Xia J B, Zhang S Y, Zhang G C, Xie W J, Lu Z H. Critical responses of photosynthetic efficiency in *Campsis radicans* (L.) Seem to soil water and light intensities. African Journal of Biotechnology, 2011, 10(77): 17748-17754.

[21] 夏江宝, 张光灿, 孙景宽, 刘霞. 山杏叶片光合生理参数对土壤水分和光照强度的阈值效应. 植物生态学报, 2011, 35(3): 322-329.

[22] Nilsen E T, Orcutt D M. The Physiology of Plants Under Stress. New York: John Wiley & Sons, 1996: 322-361.

[23] Tardieu F, Katerji N, Bethenod O, Zhang J, Davies W J. Maize stomatal conductance in the field: its relationship with soil and plant water potentials, mechanical constraints and ABA concentration in the xylem sap. Plant, Cell & Environment, 1991, 14(1): 121-126.

[24] Davies W J, Zhang J. Root signals and the regulation of growth and development of plants in drying soil. Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology, 1991, 42(1): 55-76.

[25] Farquhar G D, Sharkey T D. Stomatal conductance and photosynthesis. Annual Review of Plant Physiology, 1982, 33(1): 317-345.

[26] 曹生奎, 冯起, 司建华, 常宗强, 卓玛错, 席海洋, 苏永红. 植物叶片水分利用效率研究综述. 生态学报, 2009, 29(7): 3882-3892.

[27] Maxwell K, Johnson G N. Chlorophyll fluorescence–a practical guide. Journal of Experimental Botany, 2000, 51(345): 659-668.

[28] Björkman O, Demmig B. Photon yield of O_2 evolution and chlorophyll fluorescence characteristics at 77 K among vascular plants of diverse origins. Planta, 1987, 170(4): 489-504.

[29] Öquist G, Anderson J M, McCaffery S, Chow W S. Mechanistic differences in photoinhibition of sun and shade plants. Planta, 1992, 188(3): 422-431.

[30] Miyashita K, Tanakamaru S, Maitani T, Kimura K. Recovery responses of photosynthesis, transpiration, and stomatal conductance in kidney bean following drought stress. Environmental and Experimental Botany, 2005, 53(2): 205-214.

[31] 卜令铎, 张仁和, 常宇, 薛吉全, 韩苗苗. 苗期玉米叶片光合特性对水分胁迫的响应. 生态学报, 2010, 30(5): 1184-1191.

[32] 李娟, 彭镇华, 高健, 陈媛文. 干旱胁迫下黄条金刚竹的光合和叶绿素荧光特性. 应用生态学报, 2011, 22(6): 1395-1402.